©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zur Kenntnis der sogenannten Dorsallappen des Gehirns von *Limnaea stagnalis* (L.) Lam. und *Planorbis corneus* (L.) Pfeiff.

Von

Prof. Dr. Ludwig Böhmig, Graz

(Mit 3 Tafeln)

(Vorgelegt in der Sitzung am 23. April 1931)

Die sogenannten Dorsallappen der Cerebralganglien (»lobule commissural« Lacaze Duthiers, »white lobe« Beddard, »lobe commissural«, »procérébron« Nabias, »lobe dorsal« Pelseneer, »Procerebrum« Hanström) der Limnaeiden sind schon des öfteren Gegenstand der Untersuchung gewesen, doch gehen die Ansichten über ihre Struktur, ihre Beziehungen zu den Cerebralganglien, ihre Herkunft und Bedeutung weit auseinander.

Walter (18), de Nabias (12, 13) und Hanström (7, 8) sehen in den diesen Teil der Cerebralganglien bildenden Zellen Ganglienzellen und behaupten, daß die Fortsätze derselben direkt (Walter, Nabias) oder indirekt (Hanström) Anteil an der Bildung der Seh- und Fühlernerven haben; »daß ein Teil der aus diesen Zellengruppen entspringenden Faserzüge in die beiden Sinnesnerven 1 und 2 übergeht und zu deren Bildung hauptsächlich beiträgt«, sagt Walter (p. 42), »davon habe ich mich auf das bestimmteste überzeugt« und Nabias (12, p. LXII), »le lobe commissural des Limnées rappelle le procérébron des Pulmonés terrestres, non seulement par sa structure, mais encore par les relations, qu'il contracte avec les nerfs tentaculaire et optique«. Beddard (1), Böhmig (2) und Pelseneer (14) sind dagegen der Ansicht, daß die Dorsallappen keine innigeren Beziehungen zu den Cerebralganglien haben und von diesen durch Bindegewebe vollkommen geschieden werden, Lacaze Duthiers drückt sich etwas unbestimmt aus »on croirait que le névrilème l'entoure et l'isole« (11, p. 444). Beddard hält die Dorsallappen für ein drüsiges Organ: »the facts then about the anatomy of the »white lobe« in Planorbis appear to point to one conclusion — that this part of the cerebral ganglion must not be considered as really forming a part of the cerebral ganglion, but as being distinct and of a glandular nature« (p. 580) und das gleiche gilt auch für *Limnaea*. Lacaze Duthiers, Böhmig und Pelseneer sprechen sich über die Bedeutung nicht aus.

Walter bezeichnet die die Lappen bildenden Zellen als kernähnliche Körperchen, »welche aber. deutlich eine äußere Zellen-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

membran nebst Zelleninhalt, einen hellen Kernkörper und an einem Pole einen feinen, fadenförmigen Anhang zeigen« (18, p. 42), Nabias als cellules chromatiques, »ce sont des cellules petites, pauvres en protoplasma et riches en chromatine, toutes de même grandeur et agglomérées en amas caractéristiques. Elles sont unipolaires, et leurs prolongements très grêles donnent lieu à la formation d'une trame fibrillaire très fine« (12, p. LVII). Beddard, Böhmig und Pelseneer stellen das Vorhandensein von Zellfortsätzen in Abrede; der erstere betont weiterhin die Verschiedenheiten der Färbung zwischen den Zellen des »white lobe« und den Ganglienzellen bei Behandlung mit Goldchlorid und Osmiumsäure, Böhmig hält sie für vielkernig.

Weitere Mitteilungen über diese Gebilde sind mir nicht bekannt geworden, eine neuerliche Untersuchung erschien daher nicht überflüssig.

Da die so auseinandergehenden Ergebnisse der Autoren zum Teil wenigstens durch die Art der Konservierung bedingt sein können, bediente ich mich verschiedener Fixierungs- und Färbemittel. Als Fixierungsmittel wurden verwendet: Sublimateisessig (nach Lang), dasselbe mit Zusatz von Osmiumsäure (5 Teile zweiprozentiger Osmiumsäure auf 95 Teile Lang'scher Flüssigkeit), Sublimatalkohol (nach Schaudinn), Chrom-Osmium-Essigsäure (starkes und schwaches Flemming'sches Gemisch), Bouin'sches Gemisch (ges. w. Pikrinsäure 15 cm^3, Formol 5 cm^3, Eisessig 1 cm^3) und Alkohol absolutus. Gefärbt wurden die Schnitte mit Hämatoxylin-Eosin, Heidenhain'schem Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin, Phosphorwolframhämatoxylin nach Mallory und nach der van Gieson'schen Methode. Zur Isolierung der Zellen erwies sich 10- bis 15prozentige Salpetersäure als vorteilhaft. Zum allfälligen Nachweise von Glykogen wurden die Schnitte mit Jod oder nach P. Mayer's Methode mit Eisentinte behandelt.

Die, wie bekannt, durch ihre weißliche oder grünlich-weiße Farbe von den gelblich gefärbten Ganglien deutlich sich abhebenden Dorsallappen sind bei *Limnaea* den lateralen Partien der dorsalen und der hinteren Fläche der Cerebralcommissur in verschieden großer Ausdehnung in Form dicker Polster auf-, respektive angelagert, sie greifen aber auch häufig auf die anstoßenden Teile der Cerebralganglien und zuweilen auch, allerdings selten, auf die vordere Fläche der Commissur an der Verbindungsstelle dieser mit den Ganglien über. Bei einer größeren Anzahl der untersuchten Tiere lagen die Dorsallappen ungefähr zur Hälfte auf der Commissur, zur Hälfte auf den Ganglien, bei anderen entfielen zirka zwei Drittel auf die Commissur, in mehreren Fällen ergab sich das umgekehrte Verhältnis, es reichten alsdann die Lappen bis an den lateralen Rand der Ganglien oder griffen sogar über diesen hinaus. Gewöhnlich sind sie durch einen ansehnlichen Zwischenraum voneinander geschieden, zuweilen nähern sie sich sehr, ihre Entfernung voneinander variierte zwischen 96 und 480 μ. Ein jeder

Lappen besitzt etwa die Form einer sehr dickwandigen Schale, deren Höhlung vom Ganglion, respektive der Commissur ausgefüllt wird. Nabias vergleicht das »Procerebrum« mit einer Art Halbmuff, »le procérébron forme comme un demi manchon aplati sur le partie postérieure de la commissure; c'est comme une sorte de bouclier formé de cellules chromatiques« (12, p. LXII).

Die Größe der Dorsallappen unterliegt recht bedeutenden Schwankungen wie aus nachstehenden Zahlenangaben erhellt:

Individuum *A*. Breite 726 μ, größte Höhe hinter der Commissur 355 μ, auf derselben 160 μ, Länge 460 μ.

Individuum *B*. Breite 560 μ, größte Höhe hinter der Commissur 400 μ, auf derselben 240 μ, Länge 380 μ.

Individuum *C*. Breite 432 μ, größte Höhe hinter der Commissur 288 μ, auf derselben 96 μ, Länge 570 μ.

Individuum *D*. Breite 400 μ, größte Höhe hinter der Commissur 240 μ, auf derselben 160 μ, Länge 340 μ.

Bei einem 10 Monate alten Tier betrugen die Maße: Breite 182 μ, größte Höhe 68 μ, Länge 100 μ, bei einem 8 Monate alten Breite 90 μ, größte Höhe 68 μ, Länge 60 μ.

Je älter und größer die Tiere, desto ansehnlicher sind im allgemeinen auch die Dorsallappen.

Bei *Planorbis corneus* liegen die in Rede stehenden Gebilde ihrer Hauptmasse nach hinter der Commissur und den anstoßenden medialen und hinteren Flächen der Cerebralganglien, sie greifen von hier aus auf die dorsale und zuweilen auch auf die ventrale Seite der Commissur über; die erstere wird von ihnen stets in ganzer Breite, bei manchen Individuen auch in ganzer Länge bedeckt, bei anderen waren sie auf das hintere Viertel beschränkt.

Im Gegensatz zu *Limnaea* stoßen die beiden Lappen in der Medianlinie zum mindesten aneinander, gewöhnlich verschmelzen sie hier, wie dies bereits von den früheren Untersuchern angegeben wird.

Zum Vergleich mit *Limnaea* und zugleich zur Illustrierung der Größenverhältnisse bei *Planorbis* selbst mögen die Maße zweier Individuen dienen:

A. Breite beider Lappen 800 μ, größte Höhe hinter der Commissur 320 μ, auf dieser 160 μ, Länge 450 μ.

B. Breite beider Lappen 560 μ, größte Höhe hinter der Commissur 336 μ, auf dieser 64 μ, Länge 315 μ.

Die Dorsallappen sind nicht nur allseitig, wie bereits von Lacaze Duthiers hervorgehoben worden ist, vom Neurilemm umhüllt, dieses dringt, etwas modifiziert, auch in sie ein und bildet das Grund- oder Zwischengewebe, in dem die charakteristischen Zellen gelegen sind, einige Worte über die Beschaffenheit des Neurilemms erscheinen daher gerechtfertigt. Im allgemeinen bietet das Neurilemm ein Bild dem ähnlich, das Kisker (10, p. 89,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 12) vom interstitiellen Bindegewebe von *Helix pomatia* entworfen hat. Es besteht wie dieses aus einer Grundsubstanz und Zellen verschiedener Art, spindel- und sternförmigen, die zum Teil von kleinen, schwärzlichen Pigmentkörnchen erfüllt sind, Körnchen-, Blasen- und Kalkzellen, muskulöse Elemente sind stellenweise in großer Zahl vorhanden.

Die Grundsubstanz, die in der Umgebung der Cerebralcommissur sowie in den peripheren Partien des Neurilemms in reichlicherer Menge vorhanden ist, als in den direkt den Ganglien anliegenden, zeigt im frischen Zustand und auch an manchen fixierten Präparaten ein homogenes Aussehen, an anderen erweckt sie den Eindruck, worauf auch Kisker hingewiesen hat, als bestünde sie aus höchst feinen Fäserchen, die nur durch geringe Mengen einer Kittsubstanz verbunden werden, in beiden Fällen wird sie aber von feineren und gröberen, teils sich durchkreuzenden, teils parallel angeordneten Fibrillen, den Ausläufern der stern- und spindelförmigen Zellen durchzogen. Die zuletzt genannten sind in den Teilen des Neurilemms, die direkt die Ganglien begrenzen, parallel angeordnet und schließen hier so dicht aneinander, daß sie an einigen Präparaten den Eindruck einer Membran hervorriefen; ihre Breite betrug nur 2 bis 3 μ, ihre Länge ließ sich nicht bestimmen, isoliert in der Grundsubstanz befindliche pigmentierte Faserzellen maßen 45 bis 125 μ. Von den übrigen Zellformen sind die rundlichen, ovalen oder auch etwas unregelmäßig gestalteten, 16 bis 80 μ im Durchmesser haltenden Körnchenzellen infolge ihrer Größe, ihres Aussehens und gewöhnlich auch ihrer Zahl nach die am meisten in die Augen springenden. Die in ihnen enthaltenen, dicht gedrängt liegenden Körnchen von 2 bis 3 μ Durchmesser färben sich mit Hämatoxylin-Eosin rot, mit Eisenhämatoxylin-Fuchsin zuweilen schwarz, zuweilen rot, wie auch Kisker für *H. pomatia* angibt. Die große Übereinstimmung, die die Körnchenzellen von *Limnaea* mit denen von *H. pomatia* zeigen, gilt auch bezüglich der zumeist in Gruppen angeordneten Blasenzellen, die aber an Zahl hinter den eben genannten zurückstehen und ein Teil der in den Schnittpräparaten wahrnehmbaren Blasenzellen ist wohl sicher auf Kalkzellen zurückzuführen. Am frischen Objekt lassen sich zwei Arten unterscheiden, solche, die von kleinen, runden oder wetzsteinförmigen Kalkkörperchen erfüllt sind und solche, die nur einen einzigen großen, konzentrisch geschichteten oder radiär gestreiften Körper enthalten; der Inhalt der ersteren, die auch von Brock (3, p. 41, Fig. 18*B*) für *Helix nemoralis* aus der Umgebung des zentralen Nervensystems beschrieben und abgebildet werden, löst sich bei Zusatz von Säuren ohne Hinterlassung eines Rückstandes im Gegensatz zu den letzteren; diesen ähneln die frei in der Grundsubstanz befindlichen, recht verschiedenartig gestalteten, von Kisker erwähnten Kalkkonkremente (10, p 115, 116, Fig. 22), von denen er es dahingestellt sein läßt, ob sie nicht ursprünglich auch in Zellen gelegen sind, was mir mit Rücksicht auf die Befunde von Röchling (15)

sehr wahrscheinlich erscheint. Endlich sei noch kleiner, rundlicher oder etwas unregelmäßig gestalteter Zellen von zirka 6·7 bis 9 μ Durchmesser gedacht, die vielleicht den Ausgangspunkt der Körnchen- und Blasenzellen (?) bilden, wenigstens fanden sich einigemal in ihnen einzelne kleine Körnchen, die sich färberisch verhielten wie die in den Körnchenzellen befindlichen.

Das Neurilemm von *Planorbis* ist im Vergleich zu dem von *Limnaea* arm an Grundsubstanz und Körnchenzellen, Blasenzellen fanden sich in ungefähr dem gleichen Verhältnis vor wie bei *Limnaea*, leukozytenähnliche Zellen wurden häufiger beobachtet als da. Von den Kalkzellen überwiegen bei weitem die der oben erwähnten zweiten Art, auch Kalkkonkremente fehlen nicht. Bei einigen Individuen war das Gewebe überaus reich an schwarz pigmentierten, spindel- und sternförmigen Zellen, bei anderen fanden sie sich dagegen nur in geringerer Zahl.

Von den angeführten zelligen Elementen enthält das vom Neurilemm gebildete Grundgewebe (Fig. 3 bis 5 *g w*) der Dorsallappen kleinere verästelte und spindelförmige, zum Teil pigmentierte, zum Teil pigmentfreie Zellen (*m z*), bei *Limnaea* waren in einigen Präparaten auch vereinzelt Körnchenzellen vorhanden, Blasenzellen sowie Kalkzellen, respektive Kalkkonkremente wurden hingegen stets vermißt.

Die für das Organ charakteristischen Zellen (»cellules chromatiques« Nabias), deren Form nur an Mazerationspräparaten und an solchen Stellen in Schnitten, an denen sie locker gelagert und nicht zu dichteren Gruppen vereint sind, deutlich erkannt werden kann, besitzen eine birnenförmige, kugelige oder eiförmige Gestalt. Weitaus die Mehrzahl derselben ist unipolar (Fig. 1), bipolaren begegnete ich nur selten, bei diesen entspringen die Fortsätze entweder dicht nebeneinander (Fig. 2*b*) oder von entgegengesetzten Polen, ob auch apolare Zellen vorkommen, vermag ich nicht mit voller Sicherheit zu sagen, doch ist es mir sehr wahrscheinlich, jedenfalls fand ich in den Mazerationspräparaten in nicht unbedeutender Zahl kugelige und eiförmige Zellen, an denen keine Spur eines Fortsatzes, respektive einer Stelle, an der ein solcher abgerissen sein konnte, vorhanden war. Nabias (12, p. LVII) gibt an, daß die Zellen durchaus von gleicher Größe seien, ich kann dem nicht ganz beistimmen. Nach Messungen an einer größeren Anzahl von Präparaten variierte ihre Größe bei *Limnaea* zwischen 5·1 4·5 μ und 21·7 12·8 μ, 25·6 9·24 μ, 29·6 : 16·5 μ, allerdings sind so große Zellen, wie die zuletzt erwähnten, ziemlich selten anzutreffen, die durchschnittliche Größe lag in den meisten Präparaten zwischen 8 : 6 μ und 10 : 7 μ.

Die Dicke der zumeist glatten, seltener körnigen Zellfortsätze beträgt etwa 1·28 μ, hinsichtlich ihrer Länge vermag ich keine bestimmten Angaben zu machen, da dieselben in größerem oder geringerem Abstand vom Zellkörper abgerissen oder durchschnitten waren und die Entfernung der Zellen von den Ganglien, respektive

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der Commissur ja eine recht verschiedene ist; eine Teilung in zwei oder drei Äste wurde mehrfach beobachtet, zuweilen scheinen auch mehrere Zellen einen gemeinsamen Fortsatz zu haben, der sich dann durch größere Stärke auszeichnet.

Das wabig strukturierte Plasma der Zellen färbt sich im allgemeinen nur schwach, die nicht selten intensivere Tinktion des Zellkörpers besonders an Hämatoxylin-Eosin-Präparaten ist auf Einlagerung eosinophiler Körnchen zurückzuführen.

Der Größe der Zellen entsprechend variiert auch die der kugeligen oder eiförmigen Kerne recht bedeutend: Z. 6·4 μ, K. 3·84 bis 5·12 μ; Z. 12·8 9·24 μ, K. 6·4 μ; Z. 12·8 6·2 μ, K. 7·68 : 5·12 μ; Z. 21·7 12·8 μ, K. 15·3 : 9·24 μ; Z. 25·6 9·24 μ, K. 9 μ. Sie sind, wie dies von den früheren Untersuchern schon hervorgehoben worden ist, chromatinreich und enthalten einen, zuweilen auch mehrere Nucleolen, deren Durchmesser je nach der Größe der Kerne zwischen 0·7 und 2·96 μ schwankte. Die meisten Zellen besitzen nur einen Kern, doch sind zweikernige, wie solche in den Fig. 1*a* und 2*a* abgebildet sind, nicht selten; in einer derartigen Zelle zeigte der eine der beiden Kerne in der Mitte eine deutliche Einschnürung und zwei Kernkörperchen, eines in jeder Kernhälfte und in einigen Fällen fanden sich drei oder vier Kerne von gleicher oder auch sehr ungleicher Größe in einer Zelle vor, ohne daß auch nur Andeutungen von Abgrenzungen des Plasmas um die einzelnen Kerne trotz bester Fixierung zu erkennen waren. Alle diese Bilder sprechen entschieden für eine amitotische Kernvermehrung, die nachfolgende Teilung der Zelle führt dann zur Bildung von Zellengruppen, die durch das Grundgewebe voneinander geschieden sind. In weniger gut fixierten Präparaten können allerdings die Grenzen der einzelnen Zellen in den Gruppen verwischt sein und dies hatte mich seinerzeit zu der Annahme geführt, daß die Zellen der Dorsallappen überhaupt mehrkernig seien (2, p. 36).

Mitosen wurden nur in einigen wenigen Präparaten beobachtet, und zwar handelte es sich um Tiere, die die normale Größe besaßen, in jungen Tieren, bei denen sie am ehesten zu erwarten gewesen wären, habe ich vergeblich nach ihnen gesucht, ich vermute, daß sie sehr rasch ablaufen. In den ruhenden Zellen lagen die Cytozentren in den wenigen Fällen, in denen sie zur Beobachtung kamen, in der Nähe der Abgangsstelle des Fortsatzes.

Die Form der Gruppen ist eine sehr verschiedene: kugelig, ei-, keil-, strangförmig (Fig. 3, 4, 5 *dzg*) und ebenso variabel ist ihre Größe, sie schwankte zwischen 9 und 72 48 μ. Die Zahl der eine Gruppe bildenden Zellen, respektive Kerne, wenn Abgrenzungen nicht erkennbar waren, ist von der Größe der Gruppe und der sie zusammensetzenden Zellen abhängig; die größte Zahl, die ich im Schnittbilde feststellte, betrug 14, die kleinste 2. Zwischen den Gruppen finden sich besonders auf der dorsalen und ventralen Seite isolierte Zellen in größerer oder geringerer Menge vor (Fig. 3 bis 5).

Das Aussehen der Schnittbilder durch die Dorsallappen ist bei den einzelnen Individuen ein recht verschiedenes, es ist abhängig von der Zahl der Zellen, respektive Zellengruppen, von der Menge und der mehr oder weniger gleichmäßigen Verteilung des Grundgewebes, hiezu kommt dann weiterhin, daß die Anordnung der Zellen in den einzelnen Partien der Lappen keine übereinstimmende ist. In dem Präparate, das der Fig. 3 zugrunde liegt und einem jüngeren Tiere (3 *cm* Schalenlänge) entstammt, sind die Zellen, abgesehen von der Dorsalfläche, ziemlich gleichmäßig im Grundgewebe (*gw*) verteilt, die Zahl der Gruppen ist eine geringe; ähnliche Bilder fanden sich aber auch bei großen Individuen von 5 *cm* Schalenlänge, nur war bei diesen die Anzahl der Gruppen, die jedoch stets aus wenigen Zellen bestanden, eine bedeutend größere. Eine annähernd gleichmäßige Ausbreitung des Grundgewebes beobachten wir auch in den Fig. 4*a*, 4*b*, isolierte Zellen sind hier in spärlicher Zahl vorhanden, die Gruppen herrschen vor; in Fig. 5 sehen wir im Gegensatz hiezu, und dies ist sehr häufig der Fall, daß in den mittleren und dorsalen Partien das Grundgewebe nur dünne Lamellen bildet, durch die die Zellenhaufen voneinander geschieden werden. In einigen Präparaten war das Grundgewebe nahezu allerorten so stark reduziert, daß man den Eindruck erhielt, es seien die Zellen dicht aneinandergepackt, das Gesamtbild ähnelte der von Beddard (1) in Fig. 4 gegebenen Abbildung, nur an der ventralen Fläche der Dorsallappen war stets eine mehr oder weniger dicke, von den Ausläufern der Dorsalzellen durchsetzte Schichte des Grundgewebes, Nabias »trame fibrillaire« vorhanden. In Fig. 5 z. B. ist dieselbe im Vergleich zur Zellenschicht relativ dünn, ihre Dicke beträgt etwa nur ein Drittel der letzteren, in einigen allerdings seltenen Fällen bestand das umgekehrte Verhalten, die Bilder glichen mehr der Abb. 57 Pelseneer's (14, Pl. VII), nur war der Kontrast infolge der sehr dichten Anordnung der Zellen viel schärfer als in der angezogenen Figur.

Die Fortsätze der Zellen sind fast sämtlich gegen die Cerebralganglien und die sie verbindende Commissur gerichtet; in den mittleren Partien der Lappen ist ihr Verlauf ein steiler, in den seitlichen ein schräger, im allgemeinen kann man von einer radiären Anordnung sprechen. Die Feststellung ihrer Endstätten stößt auf große Schwierigkeiten. Walter und Nabias sind der Ansicht, daß sie an der Bildung der Tentakel- und Sehnerven beteiligt sind, nach Walter gilt dies allerdings nur für einen Teil der Fasern, ein anderer entzieht sich nach ihm der Untersuchung; Nabias gibt zur Unterstützung seiner Ansicht eine Abbildung (12, Pl. I, Fig 3), die dartun soll, daß die aus dem »Procerebrum« kommenden Fibrillen in jene Partien der Cerebralganglien eindringen und sich hier den Fasern zugesellen, aus denen die oben genannten Nerven gebildet werden, ich vermag allerdings in der erwähnten Figur hiefür keinen zwingenden Beweis zu erblicken. Nach Hanström (7, p, 201, 202) stehen die Dorsallappen, auch von ihm Procerebrum genannt, mit

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dem als Postcerebrum bezeichneten Teil der Cerebralganglien durch einen ziemlich engen Spalt in Verbindung, durch den die Fortsätze der Dorsalzellen in den zuletzt genannten Gehirnteil verlaufen; sie verzweigen sich in dessen Neuropil und treten hier mit den sensibeln und motorischen Fasern des *N. tentacularis*, der bei den Basommatophoren ein gemischter Nerv ist, in Kontakt. Sicher ist, daß die Fortsätze der Zellen der Dorsallappen einzeln oder in kleinen Bündeln die trennende Neurilemmschichte durchsetzen — den von Hanström erwähnten Spalt habe ich an keinem Präparate aufzufinden vermocht — und sowohl in die Cerebralganglien als auch in die Commissur eintreten, es gelang mir jedoch nicht, sie bis zu den Tentakel- und Sehnerven zu verfolgen. Viel wahrscheinlicher erscheint es mir auf Grund meiner Präparate von *Limnaea* sowohl wie von *Planorbis*, daß sie Beziehung zum Gliagewebe haben, wie denn auch Ausläufer von Gliazellen in die Dorsallappen einstrahlen.

In den Grundzügen ihrer Struktur stimmen die Dorsallappen von *Planorbis corneus* mit denen von *Limnaea stagnalis* überein. Nach Beddard und Pelseneer sollen allerdings insofern auffällige Unterschiede bestehen, als bei *Planorbis* die ganze Masse im Gegensatz zu *Limnaea* aus kleinen Läppchen zusammengesetzt ist: »the whole mass is distinctly lobulated, the lobules being separated from each other by trabeculae of connective tissue« sagt Beddard (1, p. 580). In einigen meiner Präparate war diese Läppchenbildung allerorten sehr gut ausgeprägt, in anderen dagegen streckenweise undeutlich, ja fast vollkommen verwischt, die Zellen lagen dicht gedrängt nebeneinander, ein Verhalten, das nach Nabias für die Dorsallappen von *Planorbis* überhaupt gültig ist (»ces cellules paraissent tassées les unes contre les autres, de manière à former un bloc absolument opaque«, 13, p. 3) und nur ab und zu durchzogen kurze Streifen des Grundgewebes die Zellenmasse.

Das etwas abweichende Aussehen der Schnittbilder bei *Planorbis* gegenüber *Limnaea*, auch dort, wo die Läppchenbildung deutlich zu erkennen ist, wird vornehmlich durch die Beschaffenheit des Zwischengewebes bedingt, das bei *Planorbis* straffer und faserreicher ist, die dünnen Lamellen zwischen den Läppchen machen zuweilen nur den Eindruck scharfer Linien.

Die Größe der Zellen weist auch hier ansehnliche Differenzen auf, die kleinsten hatten Durchmesser von 5 und 6 μ, die größten maßen 18 10 μ, 20 14 μ, 30 : 16 μ, als Durchschnitt kann eine Größe von 7 5 μ bis 8 6 μ angenommen werden, sie sind mithin entgegen den Angaben von Nabias nicht wesentlich kleiner als die von *Limnaea*. Die Durchmesser der Läppchen variieren zwischen zirka 12 und 90 : 45 μ, die kleineren entsprechen den Zellengruppen von *Limnaea* oder auch mehrkernigen Zellen, die größeren sind zweifellos aus einer Vereinigung mehrerer Gruppen hervorgegangen, da in ihnen bald mehr, bald weniger deutlich eine Zusammensetzung aus kleineren Komplexen zu erkennen war.

Das Zellplasma zeigt gleichwie bei *Limnaea* eine wabige Struktur; an Objekten, die in Chrom-Osmium-Essigsäure fixiert worden waren, erfüllten intensiv schwarz gefärbte, augenscheinlich aus einer fettartigen Substanz bestehende Tröpfchen die Zellen vollständig, sie lösten sich rasch, im Verlauf von zirka 45 Minuten in Xylol, langsamer in Zedernholzöl.

Die verhältnismäßig dicken Zellfortsätze strahlen zum Teil in die Cerebralganglien ein und verlieren sich da zwischen den Ganglien-, respektive Gliazellen, zum Teil treten sie in die Commissur über, sie bis zu den Seh- und Fühlernerven zu verfolgen, gelang hier ebensowenig wie bei *Limnaea*; ein Eindringen von Ausläufern der Gliazellen in die Dorsallappen war bei dieser Form sehr klar zu erkennen.

Die Kernverhältnisse sind die gleichen wie bei *Limnaea*, die meisten Zellen sind einkernig, doch fanden sich auch mehrkernige, eine derselben enthielt z. B. nicht weniger als sechs Kerne von je 2 μ Durchmesser, die Größe der Zelle selbst betrug 12 μ; Mitosen wurden auch hier nur in einigen Präparaten in sehr spärlicher Anzahl festgestellt.

Den unteren und seitlichen Partien der Cerebralganglien sowie dem anstoßenden Teil der Cerebro-Pleuralkonnektive liegt sowohl bei *Limnaea* wie bei *Planorbis* ein Komplex von Zellen an, die vollständig mit denen der Dorsallappen übereinstimmen, Nabias hat diese Zellenhaufen als »noyaux accessoires« bezeichnet; Lacaze Duthiers sagt von denselben (l. c., p. 445): »Non loin de ce petit lobule« (gemeint ist der »lobule de la sensibilité spéciale«) »et près des connectifs, on rencontre un amas de noyaux toujours petits, s'imbibant fortement et caractérisant une partie nouvelle importante des centres cérébroides«. Die von Nabias gewählte Bezeichnung »noyaux accessoires« kann Anlaß zu Verwechslungen mit den »lobi accessorii« geben, ein Name, der von P. und F. Sarasin (16) sowie F. Schmidt (17) und anderen für jenen Teil der Cerebralganglien verwendet worden ist, der aus einer besonderen Invagination des Ectoderms sich bildet und bei den Stylommatophoren nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren das Procerebrum aus sich hervorgehen läßt, während bei den Basommatophoren die Meinungen, was aus diesen Einstülpungen wird, auseinandergehen, ich werde späterhin auf diesen Punkt zurückkommen. Um Verwechslungen auszuschließen und mit Beziehung auf die Lage bezeichne ich die erwähnten Zellenkomplexe als Ventrallappen, es bestehen allerdings in dieser Hinsicht kleine individuelle Verschiedenheiten: bei manchen Individuen schmiegten sie sich kappenartig der unteren Fläche der Cerebralganglien an und erreichten nahezu die unterste Spitze der Dorsallappen, bei anderen lagen sie zum größten Teil an der lateralen Fläche der Gehirnganglien und erstreckten sich zuweilen bis in die Nähe der Dorsallappen, in einigen lag ihre Hauptmasse den Cerebro-Pleuralkonnetiven an, diese halbringartig umgreifend.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nabias ist der Ansicht, daß der »noyau accessoire« in Beziehung zu dem »nerf de la nuque« steht, er verweist auf einige der von ihm gegebenen Photographien (Pl. I, Fig. 2, Pl. II, Fig. 7), die meines Erachtens jedoch nicht recht überzeugend sind und bemerkt hiezu (12, p. LXIV): »dans cette dernière« (Pl. II, Fig. 7) »il semble même que certaines cellules tournées dans la direction du nerf envoient leurs prolongements cellulaires dans la trame de ce dernier, comme pour en former les fibrilles constitutives«. Ich vermag den Angaben von Nabias nicht beizustimmen, in allen meinen Präparaten durchsetzte der Nuchalnerv in bald mehr, bald weniger steiler Richtung den Ventrallappen, vollständig umhüllt von einer Neurilemmscheide und durch diese scharf von den Zellen der Lappen geschieden; eine Durchbohrung der Scheide durch vereinzelte Zellausläufer habe ich nur in einigen wenigen Fällen zu erkennen vermocht, fast alle treten in die Cerebralganglien ein und verlieren sich hier gleich denen der Dorsallappen im Gliagewebe.

Lacaze Duthiers hat darauf hingewiesen, daß die Austrittsstelle der Nuchalnerven nicht ganz konstant ist, insofern sie entweder aus den Cerebralganglien selbst in der Nähe von deren unterem Rande oder aus den Cerebro-Pleuralkonnektiven hervorkommen. Ich kann diese Angaben bestätigen und hinzufügen, daß die Nuchalnerven, wie ich an mehreren Präparaten sicher festzustellen vermochte, eine doppelte Wurzel haben, ein Teil der sie bildenden Fasern entstammt den Cerebral-, ein anderer den Pleuralganglien. Jene Fälle, in denen die eine der beiden Wurzeln unsicher blieb, dürften sich zwanglos aus einer ungünstigen (schiefen) Schnittrichtung erklären lassen.

Von den Anschauungen, die über die Herkunft der Dorsallappen geäußert worden sind, sei zunächst derjenigen Pelseneer's gedacht: Pelseneer leitet dieselben von den sogenannten Nuchalzellen ab, die zuerst von Lereboullet beobachtet und als »cellules nerveuses primitives« bezeichnet wurden. Er stützt seine Ansicht über die Zusammengehörigkeit dieser Zellen und der Dorsallappen darauf, daß die Nuchalzellen verschwunden sind, wenn die Dorsallappen in Erscheinung treten. »Dans des embryons pris un peu avant l'éclosion, ces cellules nuchales, au lieu d'être éparses et discontinues, se trouvent contiguës et amassées devant la commissure cérébrale. Et dans les Limnées écloses depuis peu, les »lobes dorsaux« existent à cette même place, constitués de grosses cellules à aspect plasmatique de cellules nuchales.« »Je suis donc tenté de croire que ces cellules nuchales deviennent les amas cellulaires (lobes) dorsaux ‚du cerveau'« (14, p. 31).

Ich vermag Pelseneer darin nicht beizustimmen, daß mit dem Auftreten der Dorsallappen die Nuchalzellen verschwinden und daß die Anlage derselben aus Zellen besteht, die mit den letzteren übereinstimmen. Das jüngste Stadium, das ich untersuchte, war 10 Tage vor dem Ausschlüpfen dem Laiche entnommen worden (Fig. 10), andere (Fig. 11, 12) einige Tage später, in allen Fällen

waren Nuchalzellen (*nuz*) in großer Zahl vorhanden, aber auch deutlich ausgeprägte Anlagen der Dorsallappen (*dl*), die auf dem jüngsten Stadium von der Masse der Nuchalzellen durch ein sehr dünnes, aus ganz platten Zellen gebildetes Septum (Fig. 10*s*) geschieden waren. Sowohl bei Tieren, die vor dem Ausschlüpfen standen, als auch bei solchen, die schon mehrere Tage den Laich verlassen hatten, fand ich diese eigentümlichen Zellen in der Nackengegend, dorsal vom Gehirn sowie auch in weiter rückwärts gelegenen Körperpartien in großer Menge, dicht gedrängt nebeneinander liegend vor (Fig. 6), aber auch in 1 bis $1^1/_2$ Monate alten Individuen fehlten sie nicht, ihre Zahl war allerdings eine erheblich geringere, es verhält sich mithin in dieser Hinsicht *Limnaea* wesentlich anders als *Physa*, bei welcher nach Wierzejski (19) beim ausgeschlüpften Tier Nuchalzellen nicht mehr nachzuweisen sind.

Von den die Anlage der Dorsallappen bildenden Zellen unterscheiden sich die kugeligen, eiförmigen oder auch unregelmäßig gestalteten Nuchalzellen in bezug auf Größe und Struktur sehr wesentlich. Ihre Durchmesser variierten bei Embryonen und eben ausgeschlüpften Individuen von *Limnaea* zwischen 16 und 35 μ, bei älteren erreichten sie eine Größe von 45 μ und darüber. Ihr mäßig feinkörniges Plasma, das bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin einen mehr weniger intensiven violetten Farbton annimmt, umschließt außer Vakuolen und gröberen Körnern, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz tingieren, einen zentral gelegenen, kugeligen oder durch den Kern mehr oder weniger eingebuchteten Körper von 6 bis 10 μ Durchmesser, dessen Substanz zumeist etwas stärker granuliert ist als das übrige Plasma und sich anders färbt als dieses (Fig. 7*gk*); in seiner Mitte oder auch etwas exzentrisch gelegen nahm ich einige Male ein kleines, von einem hellen Hof umgebenes Körnchen wahr, das an Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin behandelt worden waren, schwarz gefärbt erschien (Fig. 8*c*). Fol (5) und Wierzejski erwähnen dieses große, sehr auffällige Gebilde, das ich als granulierten Körper (*gk*) bezeichnen will, bei den von ihnen untersuchten Formen *(Limnaea, Planorbis, Ancylus* und *Physa)* nicht, Erlanger (4) beschreibt bei *Paludina* dagegen »eine gewöhnlich halbmondförmige Anhäufung von stark färbbarem Protoplasma« in der Nähe des Kernes, die augenscheinlich dem granulierten Körper entspricht und Wierzejski's Fig. 117*b* läßt es doch möglich erscheinen, daß derselbe auch hier vorhanden ist.

In den Nuchalzellen von Embryonen fehlen Vakuolen (Fig. 9) oder sind in nur geringer Zahl vorhanden (Fig. 7*v*), späterhin nehmen sie an Menge und Größe derart zu, daß die Zellen ein nahezu blasiges Aussehen annehmen können, ähnliche Beobachtungen verzeichnet auch Wierzejski für *Physa*. Die kugeligen oder eiförmigen, 6·75 bis 9 μ messenden, mit einem ansehnlichen Nucleolus versehenen, zumeist exzentrisch gelegenen Kerne(n) färben sich sehr intensiv, so daß das Kerngerüst, auch wenn es in den Kernen aller übrigen Zellen deutlich hervortritt, oft nicht zu erkennen ist. Gewöhnlich ist

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nur ein Kern vorhanden, in seltenen Fällen fand ich deren zwei, bei *Paludina* scheint das Vorhandensein mehrerer Kerne nach Erlanger häufiger vorzukommen.

Die Bedeutung der Nuchalzellen ist unbekannt, die hierüber geäußerten Ansichten finden sich bei Fol (5), Erlanger (4), Wierzejski (19) zusammengestellt; ich betone nur nochmals, daß ich keine Anhaltspunkte dafür gewinnen konnte, daß sie an der Bildung der Dorsallappen Anteil haben. Der größte Teil derselben weist einige Zeit nach dem Ausschlüpfen der Tiere deutliche Degenerationserscheinungen auf, doch sind, wie auch Wierzejski angibt, die Bilder, die diese Zellen bieten, recht verschiedenartige. In manchen vergrößern sich die Vakuolen so bedeutend, daß das Plasma bis auf geringe Reste verschwindet, in anderen verschwinden die Vakuolen fast vollständig, das Plasma wird körnig und verklumpt häufig; der granulierte Körper zerfällt oder schrumpft und ändert sein Tinktionsvermögen; ebenso verändert sich auch das Aussehen des Kernes, zuweilen vergrößert sich der Nucleolus ganz außerordentlich, in anderen Fällen ist er nicht mehr nachzuweisen; ein Zusammenfließen mehrerer Zellen scheint nicht selten vorzukommen.

Die Möglichkeit, daß ein Teil der Nuchalzellen nicht zugrunde geht, sondern sich in Zellen anderer Art umwandelt, möchte ich aber nicht ganz von der Hand weisen. Die in Betracht kommenden, deren Größe zwischen 8 und 10 μ schwankte, waren von ovaler oder kugeliger Gestalt, ihr wenig färbbares, feinkörniges oder nahezu homogen erscheinendes Plasma umschloß einen Kern von 4 bis 5·5 μ Durchmesser und ein nahezu gleich großes, scharf konturiertes, rötlich gefärbtes Gebilde, das dem granulierten Körper ungemein ähnelte und dies veranlaßt mich, sie trotz ihres abweichenden Aussehens für Abkömmlinge von Nuchalzellen zu halten, was dann weiterhin aus ihnen wird, vermag ich nicht zu sagen.

Die Dorsallappen von Tieren,[1] die mehrere Tage vor dem Ausschlüpfen den Eihüllen entnommen worden waren, oder von solchen, die diese soeben verlassen hatten, besitzen eine etwa linsenförmige Gestalt und liegen der Cerebralcommissur und den anstoßenden Partien der Cerebralganglien dicht an (Fig. 6, 10, 11, 12 *dl*), doch sind sie von diesen durch eine Lage platter Zellen (*nl'*), die dem noch einschichtigen, die Ganglien aber vollständig umhüllenden Neurilemm angehören, deutlich geschieden. In den meisten Präparaten bedeckten derartige Zellen auch die dorsale Fläche der Anlage (Fig. 10, 11 *nl''*), in einigen fehlten sie jedoch an dieser Stelle (Fig. 12). Die Breite der Dorsallappen beträgt um diese Zeit nur 24 bis 30 μ, ihre Länge 15 bis 18 μ, die Höhe 6 bis 9 μ, sie haben mithin etwa die Größe von Nuchalzellen oder stehen sogar hinter diesen zurück, wie auch aus den

[1] Die Dauer der Entwicklung bis zum Verlassen der Eihüllen variierte in verschiedenen Jahren sehr bedeutend; in dem einen Jahr betrug sie zirka 30 Tage, in zwei anderen dagegen nur 14—18, ebenso ist die Entwicklung der Organe, z. B. der Dorsallappen von *Limnaea*, bei gleich alten Tieren eine etwas verschiedene, was für *Limax maximus* auch von Henchmann (9, p. 180) hervorgehoben wird.

Fig. 10 und 12 erhellt, in denen zum Vergleich die Konturen benachbarter Nuchalzellen (*nuz*) angegeben sind. Die sie bildenden kugeligen oder etwas unregelmäßig geformten Zellen variieren zwischen 3 und 6 μ im Durchmesser, sie sind charakterisiert durch einen zarten, feinkörnigen oder homogen erscheinenden Plasmakörper und einen chromatinreichen Kern von 2 bis 3·5 μ Durchmesser.

Die im weiteren Verlauf der Entwickung auftretenden Veränderungen bestehen in einer fortschreitenden Vergrößerung der ganzen Anlage, die durch eine Vermehrung der Zahl der Zellen des Organs sowie durch das Eindringen bindegewebiger Elemente in steigender Menge vom Neurilemm aus bedingt wird. Der in Fig. 13 abgebildete, einem 10 Tage alten Tier entstammende Querschnitt des Organs hatte eine Breite von 40 μ bei einer Länge von 30 μ und einer Höhe von 10 μ; zwischen den Dorsalzellen, die der Fortsätze noch entbehren, liegen vereinzelte Bindegewebszellen, die hier durch ihren Reichtum an schwärzlichen Pigmentkörnchen in die Augen fallen, auch die Neurilemmzellen waren in diesem Falle pigmentiert. Fig. 14 ist einem 25 Tage alten Individuum entnommen; die Zahl der hier ebenfalls pigmentierten Bindegewebszellen ist besonders an der Ventralfläche des Lappens bedeutend vermehrt, die Dorsalzellen selbst sind schärfer konturiert und haben zum Teil infolge der Bildung eines Fortsatzes eine birnenförmige Gestalt angenommen.

Ähnliche Bilder wie die dorsalen bieten auch die ventralen Lappenanlagen, deren Bildung vollständig unabhängig von den ersteren erfolgt. In den meisten Präparaten waren sie allseitig von dem einschichtigen Neurilemm umhüllt, in einigen fehlte jedoch diese Hülle, die Zellen waren locker angeordnet, von den Ganglien aber durch das Neurilemm geschieden.

Die untersuchten Entwicklungsstadien lassen keine sichere Entscheidung darüber zu, ob die Dorsal-, respektive Ventrallappen und die Cerebralganglien aus einer einheitlichen Anlage hervorgehen, die erst sekundär durch eindringende Mesenchymzellen in die verschiedenen Partien geschieden wird, oder ob die Lappen ihre Entstehung einer späteren Auflagerung von Zellen ectodermaler oder mesodermaler Herkunft verdanken.

Mir scheint die zweite Möglichkeit die wahrscheinlichere zu sein, und zwar mit Rücksicht darauf, daß in Präparaten, in denen die obere Fläche der Lappen noch nicht vom Neurilemm bedeckt war, denselben Zellen, die denen der Dorsallappenanlagen vollständig glichen, lose angelagert waren oder sich in deren nächster Nähe befanden und ebenso sind die Befunde an den Ventrallappen mit dieser Annahme vereinbar.

P. und F. Sarasin (16) sowie F. Schmidt (17) haben, worauf schon früher hingewiesen wurde, gezeigt, daß das Procerebrum der Stylommatophoren aus besonderen ectodermalen Einstülpungen, den Cerebraltuben, hervorgeht, die Genannten sind aber auch der Meinung, daß dies gleicherweise für die Dorsallappen der Basommatophoren

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gelte (16, p. 64, 65), daß mithin das Procerebrum der ersteren und die Dorsallappen der letzteren homologe Bildungen seien. Pelseneer (14, p. 28, 29), hat diese Auffassung als irrtümlich bezeichnet und dargelegt, daß bei den Basommatophoren die »lobi accessorii« jenen Gehirnteilen den Ursprung geben, die von Lacaze Duthiers »lobules de la sensibilité spéciale«, von Nabias »éminences sensorielles«, von ihm selbst »lobes latéraux« genannt werden.

In neuerer Zeit vertreten Haller (6, p. 269, 270), dieser allerdings mehr vermutend und sich nur auf einige Abbildungen Pelseneers stützend, Hanström (7, p. 201) in bestimmter Weise die Sarasin-Schmidt'sche Auffassung und heben dabei hervor, daß die verschiedene Lage des Procerebrums, von Haller Intelligenzsphäre oder Globulus genannt, lateral von den Tentakelnerven bei den Stylommatophoren, medial bei den Basommatophoren aus der Ontogenie verständlich wird: »da das Procerebrum als ein selbständiges Ganglion von den »Cerebraltuben« angelegt wird, kann nämlich dieses Ganglion sich natürlich bei verschiedenen Pulmonaten an verschiedenen Orten mit dem eigentlichen Gehirn vereinen« sagt Hanström.

Ich kann mich dieser Ansicht aus den gleichen Gründen, die von Pelseneer (14, p. 29) angeführt worden sind, nicht anschließen. Die »lobi accessorii«, leicht kenntlich auch bei erwachsenen Tieren an den Resten der Cerebraltuben (Fig. 15, *ct.*), liegen bei *Limnaea* und *Planorbis*, wie aus der angezogenen Figur 15, *lac.* und verschiedenen Abbildungen Pelseneers (14, Pl. VII, Fig. 57 bis 60 *lo. l.*) ersichtlich ist, den seitlichen Partien der Hauptmasse der Cerebralganglien an, mit denen sie im Gegensatz zu den Dorsallappen in ihrer Struktur, in der Form und Größe der Zellen vollständig übereinstimmen. Es geht daraus hervor, daß die Dorsallappen genetisch nichts mit den lobi accessorii zu tun haben, wenn in dieser Hinsicht Beziehungen zwischen den Dorsal-, respektive Ventrallappen und den Cerebralganglien bestehen sollten, was mir nach früher Gesagtem aber unwahrscheinlich ist, so könnte es sich wohl nur um eine Abspaltung von Zellen vom dorsalsten und ventralsten Teil der Cerebralganglien handeln.

Zusammenfassung.

Auf Grund meiner Befunde vermag ich die Ansicht von P. und F. Sarasin, F. Schmidt, de Nabias, Haller und Hanström, daß das Procerebrum der Stylommatophoren und die Dorsallappen der Basommatophoren homologe Bildungen sind, nicht zu teilen.

In ihrer Struktur weichen die Dorsallappen sehr bedeutend von derjenigen des Procerebrums und anderer Ganglien ab, sie bestehen aus einem Grundgewebe, das mit dem Neurilemm in direkter Verbindung steht und aus diesem hervorgeht. Die in dem Grundgewebe gelegenen, zumeist kleinere oder größere Gruppen bildenden charakteristischen Zellen, die ich Dorsalzellen genannt habe, ver-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mehren sich auch noch bei erwachsenen Tieren durch Teilung, wobei diejenige der Kerne eine amitotische oder mitotische sein kann, hiebei entstehen nicht selten mehrkernige Zellen.

Die Fortsätze der Dorsalzellen durchbohren die Neurilemmschicht, die die Lappen von den Cerebralganglien, respektive der Cerebralcommissur trennt, sie stehen allem Anscheine nach mit dem Gliagewebe der Ganglien und der Commissur in Verbindung. Bei *Planorbis* sind die Dorsalzellen von Tröpfchen und Schollen einer fettartigen Substanz erfüllt, welcher Art die in diesen Zellen bei *Limnaea* vorhandenen Körner sind, konnte nicht sichergestellt werden. Die bei *Planorbis* gemachten Befunde lassen aber vermuten, daß diese Zellen der Speicherung von Substanzen dienen, die auf dem Wege über die Gliazellen den Ganglienzellen zugeführt werden.

Im Gegensatz zu dem Procerebrum der Stylommatophoren gehen die Dorsallappen nicht aus den »lobi accessorii« hervor, diese bilden vielmehr die Seitenlappen des Gehirns, die den typischen Bau von Ganglien aufweisen, es handelt sich mithin bei den Dorsallappen um Bildungen eigener Art. Für die Anschauung Pelseneers, daß sie ihre Entstehung den sogenannten Nuchalzellen verdanken, konnten keine Anhaltspunkte gefunden werden.

Die Ventrallappen (noyaux accessoires Nabias) besitzen die gleiche Struktur wie die Dorsallappen, sie sind entgegen den Angaben von Nabias nicht die Bildungsstätte der Nuchalnerven.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literaturverzeichnis.

1. Beddard F. E., On some Points in the Anatomy of the Nervous System of the Pond Snails, Planorbis and Lymnaeus. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. T. XI, 1882.
2. Böhmig L., Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden: *Helix pomatia* und *Limnaea stagnalis*. Inaugural-Dissertation, Leipzig, 1883.
3. Brock J., Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 39, 1883.
4. Erlanger R. v., Zur Entwicklung von *Paludina vivipara* I und II. Morphol. Jahrb., Bd. 17, 1891.

   Fol H., Etudes sur le développement des Mollusques III. M. Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Arch. Zool. expér. et génér., T. VIII, 1879—1880.
6. Haller B., Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns. Arch. mikr. Anatomie, Bd. 81, Abt. I, 1913.

   Hanström B., Vergleich zwischen der Innervation der Fühler bei stylommatophoren und basommatophoren Pulmonaten. Zool. Anz., Bd. 66, 1926.
8. Hanström B., Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin, J. Springer, 1928.
9. Henchmann A. P., The Origin and Development of the Central Nervous System in *Limax maximus*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Cambridge. V. XX, 1890—1891.
10. Kisker L. G., Über Anordnung und Bau der interstitiellen Bindesubstanzen von *Helix pomatia* L. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 121, 1924.
11. Lacaze Duthiers H. de, Du système nerveux des Mollusques Gastéropodes Pulmonés aquatiques. Arch. Zool. expér. et génér., T. I. 1872.
12. Nabias B. de, Recherches sur le système nerveux des Gastéropodes Pulmonés aquatiques. Cerveau des Limnées *(Limnaea stagnalis)*. Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux. V. LIV Sixième sér., T. IV, 1899.
13. Nabias B. de, Nouvelles recherches sur le système nerveux des Gastéropodes Pulmonés aquatiques. Cerveau des Planorbes *(Planorbis corneus)*. Société scientifique et Station zoologique d'Arcachon, 1899.
14. Pelseneer P., Etudes sur des Gastropodes Pulmonés. Mémoires de l'Acad. Roy. des sc., des let. et des b. a. de Belgique, T. LIV, 1901.
15. Röchling E., Der Columellarmuskel von *Helix pomatia* L. und seine Beziehung zur Schale. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 119, 1922.
16. Sarasin P. und F., Aus der Entwicklungsgeschichte der *Helix Waltoni* Reeve. Ergebnisse naturwissensch. Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884 bis 1886, Wiesbaden, 1887.
17. Schmidt F., Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. I. Die Entwicklung des Nervensystems. Dorpat., 1891 (Dissertation).
18. Walter G., Mikroskopische Studien über das Zentralnervensystem wirbelloser Tiere. Bonn, 1863.
19. Wierzejski A., Embryologie von *Physa fontinalis* L., Zeitschr. Zool., Bd. 83, 1905.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I bis III.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf *Limnaea stagnatis* (L.) Lam. und wurden mittels eines Abbé'schen Zeichenapparates in der Höhe des Objekttisches entworfen.

Fig. 1 und 2 Zellen der Dorsallappen.

1. Sublimat-Essigsäure, Mallory'sches Hämatoxylin. Zeiss Apochr. hom. Imm. 3 Apert. 1·40, Oc. 18.

   Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Zeiss Apochr. hom. Imm. 3 Apert. 1·40, Oc. 18.

3—5. Teile von Querschnitten durch die Dorsallappen.

3. Schalenhöhe 3 *cm*, Sublimat-Essigsäure, Eisenhämatoxylin. Zeiss Apochr. Obj. 8, Oc. 12. *dz* = Dorsalzellen, *dzg* = Dorsalzellengruppen, *gw* = Grund- oder Zwischengewebe, *mz* = Zellen des Grundgewebes, *nl* = Neurilemm.

4. *a*, *b*. Schalenhöhe 5 *cm*, Bouin's Gemisch, Hämatoxylin-Eosin. Zeiss Apochr. Obj. 8, Oc. 4. Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 3.

5. Schalenhöhe 5 *cm*. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Zeiss Apochr. Obj. 8, Oc. 12. Bezeichnung wie in Fig. 3.

6. Querschnitt durch die Anlage der Dorsallappen und der angrenzenden Partien eines Tieres am Tage des Ausschlüpfens. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Zeiss Apochr. Obj. 4, Oc. 4. *cbg* = Cerebralganglien, *dl* = Dorsallappen, *nl* = Neurilemm, *nuz* = Nuchalzelien, *oe* = Oesophagus, *spd* = Ausführgänge der Speicheldrüsen, Neurilemm- und Mesenchymzellen, zum Teil pigmentiert.

7—9. Nuchalzellen.

   Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Zeiss Apochr. hom. Imm. 3 Apert. 1·40, Oc. 12. *gk* = granulierter Körper, *n* = Kern. *v* = Vacuolen.

8. Flemming'sche Lösung, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Zeiss Apochr. hom. Imm. 3 Apert. 1·40, Oc. 12. Bezeichnung wie vorher.

9. Sublimat-Essigsäure, Hämatoxylin-Eosin. Zeiss Apochr. Obj. 4, Oc. 12. Bezeichnung wie in Fig. 7.

10—14. Querschnitte durch die Anlagen der Dorsallappen und der anstoßenden Gehirnpartien. Für alle Figuren giltig.

   Fixierung: Sublimat-Essigsäure, Färbung: Hämatoxylin-Eosin. Vergrößerung: Zeiss Apochr. Obj. 4, Oc. 12. Bezeichnung: *cbg* = Cerebralganglien, *cm* = Cerebralcommissur, *dl* = Dorsallappen, *nl* = Neurilemm, *nuz* = Nuchalzellen, *s* = Septum.

10. Embryo, 20 Tage alt, bei 30 tägiger Entwicklungsdauer.

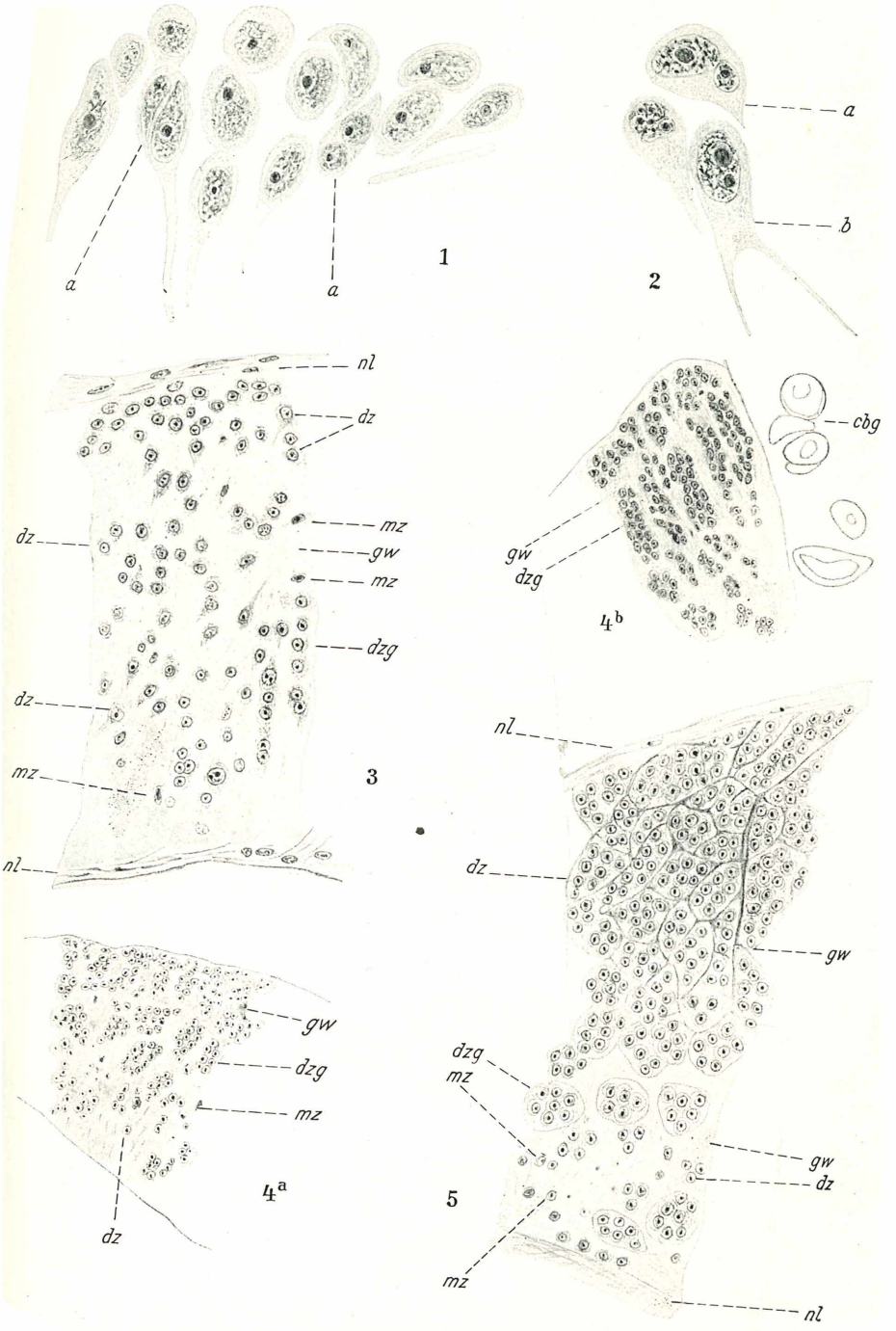
11, 12, 15. Embryonen, 12 Tage alt, bei 16 tägiger Entwicklungsdauer.

13. 10 Tage altes Tier (nach Verlassen der Eihüllen).

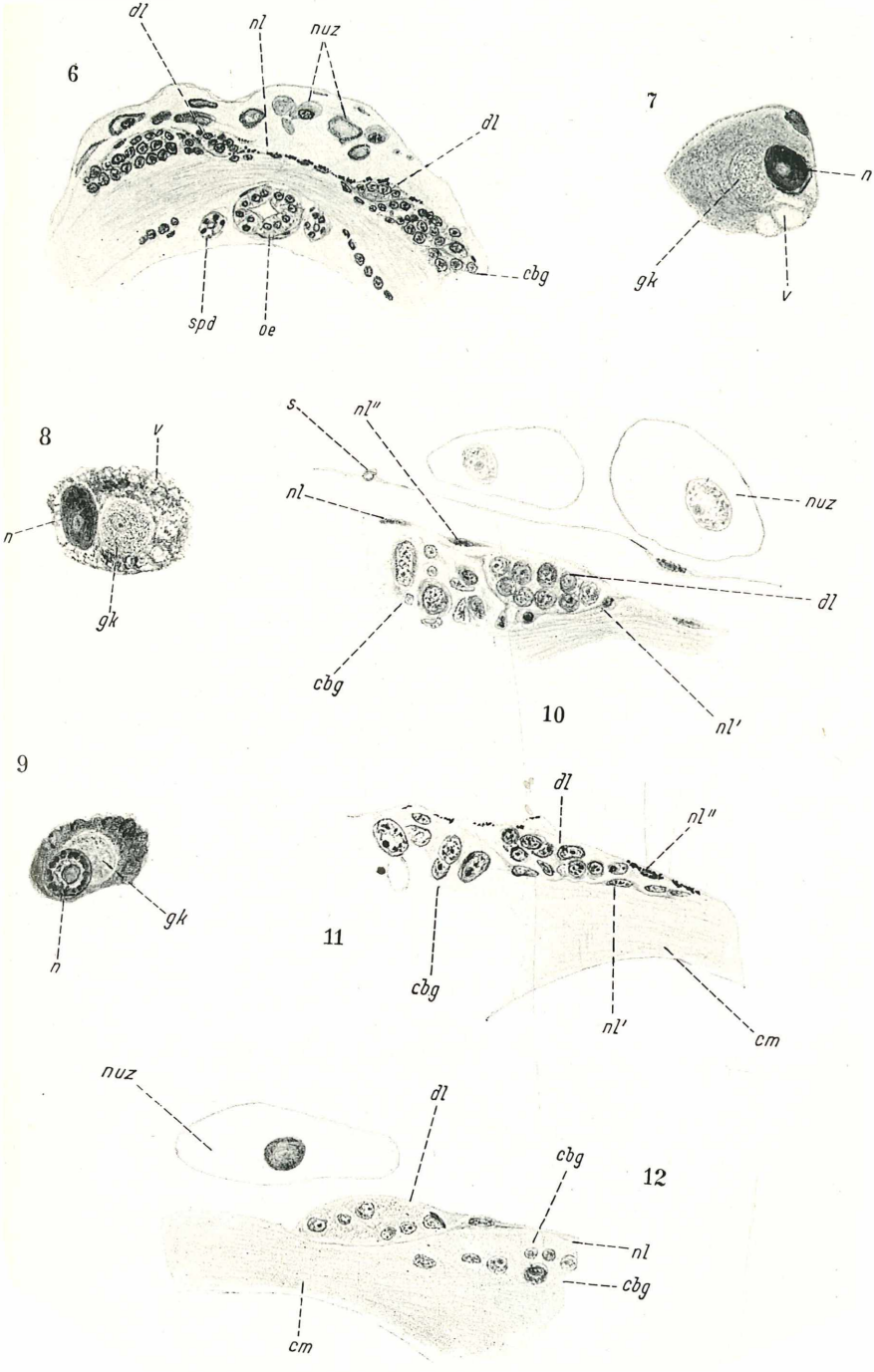
14. 25 Tage altes Tier.

15. Querschnitt durch eine Hälfte des Cerebralganglions und die Anlage des Dorsallappens. Fixierung und Färbung wie in den vorhergehenden Figuren. Zeiss Apochr. Obj. 8, Oc. 12. *cbg* = Cerebralganglion, *cm* = Cerebralcommissur, *dl* = Dorsallappen, *lac* = Lobus accessorius mit Cerebraltubus, *oe* = Oesophagus, *ct*, *spd* = Ausführungsgang der Speicheldrüsen.

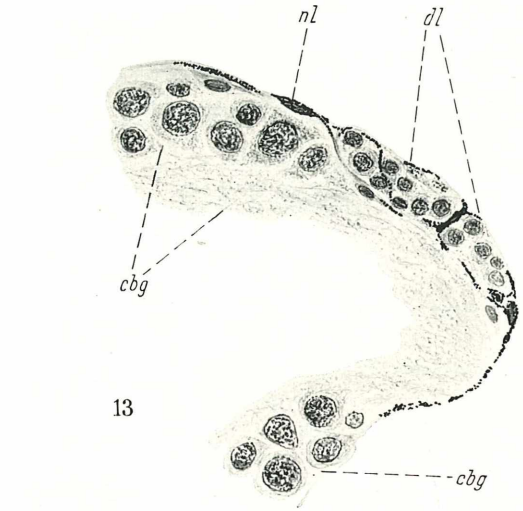
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at


a
a
1
a
b
2
nl
dz
dz
mz
gw
mz
dzg
dz
mz
nl
3
cbg
gw
dzg
4b
nl
dz
gw
dzg
mz
gw
dz
mz
nl
5
gw
dzg
mz
dz
4a

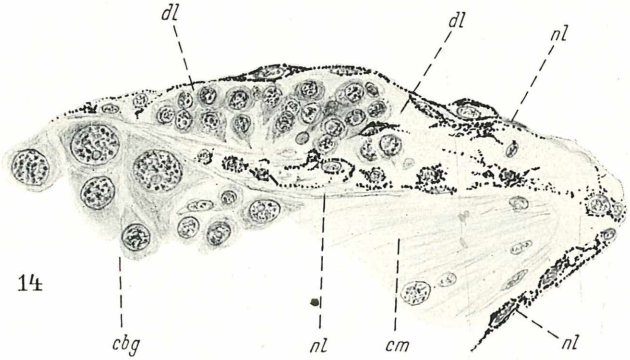
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at


6
dl
nl
nuz
dl
cbg
spd
oe
7
n
gk
v
8
v
n
gk
s
nl''
nl
nuz
dl
cbg
10
nl'
9
gk
n
11
dl
nl''
cbg
nl'
cm
nuz
dl
cbg
12
nl
cbg
cm

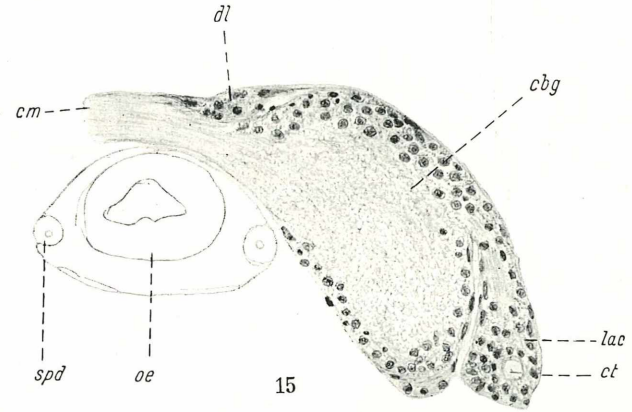
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



13



14



15